

## ÉTUDE HISTOLOGIQUE DES CHLORIDEÆ : I, CHLORIS Sw.

Ch. VIGNAL

VIGNAL, Ch. — 29.06.1979. Étude histologique des Chlorideæ : I, *Chloris* Sw., *Adansonia*, ser. 2, 19 (1) : 39-70. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : 11 espèces de *Chloris* Sw., genre le plus important de la tribu, sont étudiées. Pour chaque espèce, étude anatomique et examen complet de l'épiderme de l'appareil végétatif et des différentes pièces de l'inflorescence. Pour permettre la comparaison entre ces espèces et dégager les caractères histologiques du genre, les résultats sont résumés sur des dermogrammes (cartes de répartition des épidermes.)

ABSTRACT: 11 species of *Chloris* Sw., the most important genus of the tribe, are studied. For each species, anatomical and morphological features of the epidermis of both vegetative and various floral parts are described. Results are displayed on dermograms (epidermis distribution charts).

Ch. Vignal, Laboratoire de Botanique, Université de Provence, Place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 3.

Parmi les sept tribus (*Chlorideæ*, *Eragrosteæ*, *Zoysieæ*, *Leptureæ*, *Sporoboleæ*, *Spartineæ* et *Pappophoreæ*) qui composent la sous-famille des *Chloridoideæ* (JACQUES-FÉLIX, 1958; PRAT, 1960) ou des *Eragrostoideæ* (PILGER, 1954; TATEOKA, 1957; STEBBINS, 1959; PARODI, 1959), la tribu des *Chlorideæ* constitue le groupe de base le plus anciennement et le plus généralement reconnu.

Cette tribu, très proche morphologiquement de celle des *Eragrosteæ* et donc souvent difficile à différencier de cette dernière, comprend de 15 à 25 genres ou plus, suivant les critères de diagnose adoptés. En comparant les classifications récentes, on constate la présence d'un genre principal, largement répandu, d'au moins 40 espèces, *Chloris* Sw. Sont proches de ce taxon des genres admis par tous les auteurs (bien que certains comptent un nombre réduit d'espèces), morphologiquement apparentés ou même issus de ces *Chloris* Sw. : *Eustachys* Desv. (11 sp. env.) parfois encore confondu avec les *Chloris* Sw., *Tetrapogon* Desf. (4 sp.), *Enteropogon* Nees (6 sp. env.), *Ctenium* Panz. (20 sp. env.), *Chrysochloa* Swallen (4 sp.), *Cynodon* Rich. (8 sp. env.), *Schaneveldia* Kunth (2 sp.), *Microchloa* R. Br. (4 sp.) et *Brachyachne* Stapf (8 sp. souvent rapprochées de *Microchloa* R. Br.).

A cette liste viennent s'ajouter environ une dizaine de genres moins importants, souvent séparés des taxons précédents, mais pas encore tous reconnus par l'ensemble des systématiciens, ainsi que des genres récemment décrits, tels que *Daknopholis* W. D. Clayton et *Kampochloa* W. D. Clayton.

Enfin des genres comme *Eleusine* Gaertn. et *Dactyloctenium* Willd. d'une part, que l'on doit considérer comme des *Eragrosteæ*, et *Bouteloua*

Lag., *Tragus* Hall. et *Spartina* Schreb. d'autre part, qui appartiennent à trois tribus différentes, sont parfois réunis aux *Chlorideæ* (STEBBINS & CRAMPTON, 1959; GOULD, 1968). Actuellement la position de certains genres est incertaine : les trois genres voisins, *Oropetum* Trin., *Lepturella* Stapf et *Chaetostichium* C. E. Hubb., sont rangés tantôt parmi les *Chlorideæ* (CLAYTON, 1967), tantôt parmi les *Leptureæ* (JACQUES-FÉLIX, 1962; HANZEN & POTZAL, 1954). Il faut signaler que MAIRE en 1953 reconnaissait déjà l'individualité de la tribu des *Leptureæ*, qu'il rangeait certes dans la tribu des *Chlorideæ*, mais au sein de laquelle il reconnaissait 2 sous-tribus : *Pseudolepturinæ* et *Chloridinæ*.

Comme le montre le résumé précédent, à l'intérieur de la sous-famille des *Chloridoideæ*, cette tribu des *Chlorideæ* pose des problèmes taxonomiques délicats. Les Graminées qui la constituent, plus ou moins largement répandues dans les régions tropicales et subtropicales du globe, répondent aux principaux caractères suivants :

— Les épillets, bisériels sur une seule face du rachis, forment des épis fréquemment digités. A maturité, ces épillets se désarticulent au-dessus des glumes qui restent donc persistantes sur le rachis.

— La structure anatomique du limbe correspond au type « chloridoïde » (BROWN, 1958), défini par des faisceaux libéro-ligneux bien individualisés, entourés par une double gaine, dont l'externe très développée est parenchymateuse; tous les éléments sont englobés dans une assise de chlorenchyme radial. Les chloroplastes sont situés vers la face interne des cellules de la gaine parenchymateuse (BROWN, 1960). Les cellules bulliformes, généralement disposées en éventail, sont de grande taille et de « type *Sporobolus* » (METCALFE, 1960).

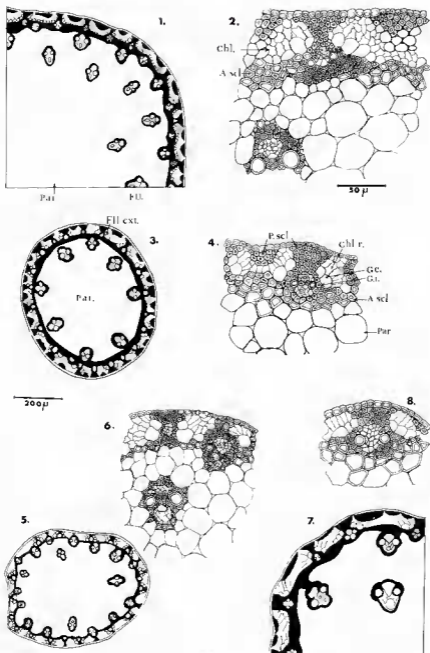
— Le chaume possède une constitution anatomique de type « chloridoïde » (DE WET, 1960; AUQUIER & SOMMERS, 1967) qui rappelle celle du limbe avec ses f.l.l. externes entourés d'une double gaine et de chlorenchyme rayonnant.

— La composition de l'épiderme, dite « chloridoïde » (PRAT, 1960), est complexe : elle est définie, entre autre, par la présence de cellules sili-ceuses en hache bipenne  $S_2$  et de poils bicellulaires arrondis  $B_2$ .

— Enfin, l'embryon est du type « chloridoïde-eragrostoidé » :  $P + PF$  (REEDER, 1957).

Il nous a donc paru intéressant de mettre en évidence, en plus des caractères morphologiques déjà connus de la tribu, des critères anatomiques et histologiques précis, puis de sélectionner les plus significatifs des différents genres et espèces, afin de dégager les affinités entre ces taxons.

Dans ce but, nous allons maintenant étudier le genre *Chloris* Sw. (11 sp.), puis ultérieurement des genres unanimement reconnus pour leur appartenance aux *Chlorideæ* (*Tetrapogon* Desf., *Enteropogon* Nees, *Cynodon* Rich., *Schanefeldia* Kunth, *Microchloa* R. Br.) et ensuite ceux qui occupent une position systématique plus ou moins controversée.



Pl. 1. — Anatomie du chaume : 1-2, *C. barbata*; 3-4, *C. ventricosa*; 5-6, *C. ciliata*; 7-8, *C. radiata*.

Pour que nos résultats soient comparables, nous avons :

— d'une part choisi des échantillons arrivés à complète maturation avec l'appareil floral parfaitement développé, ce qui assure un degré de silicification maximum (BLACKMAN, 1971);

— d'autre part effectué nos préparations à des niveaux constants en sectionnant uniquement le limbe de la feuille terminale dans la région médiane et le chaume au milieu du dernier entrenœud. En outre, les préparations épidermiques ont été faites à l'aide de l'épiderme prélevé sur la totalité de la feuille terminale et des différentes pièces de l'appareil reproducteur.

### I. — ÉTUDE DU GENRE *CHLORIS* Sw.

Les *Chloris* Sw. sont des herbes pérennes ou annuelles, cespiteuses ou stolonifères, avec des feuilles planes ou pliées et des épillets fasciculés. Leur ligule est membraneuse, courte et ciliée, la gaine ronde, souvent carénée et flabelliforme. L'inflorescence est formée de quelques épis, plus ou moins nombreux, minces et digités. Les épillets, de 2 à 6 fleurs, courtement pédicellés ou subsessiles, alternent sur deux rangs du même côté du rachis. Les glumes généralement persistantes sont inégales, membraneuses, lancéolées de profil, uninerviées, acuminées ou avec un très court mucron.

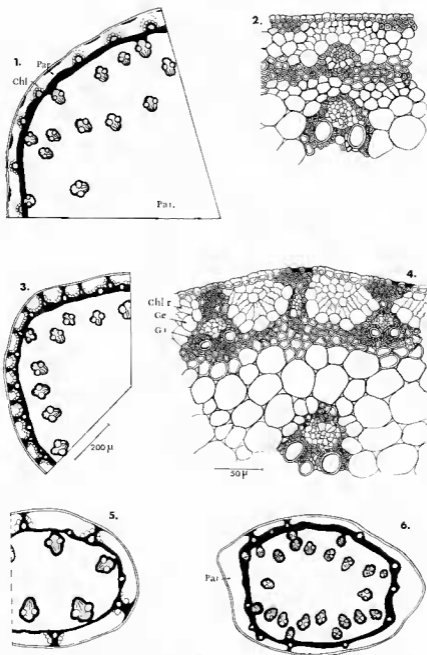
— La fleur inférieure est ♀, sa lemma est cartilagineuse, comprimée latéralement, carénée, généralement ciliée sur les marges et la carène, entière ou bilobée à l'apex avec une arête subapicale. Le callus est arrondi, ou piquant, et cilié.

— Ces épillets contiennent ensuite de 1 à 6 fleurs stériles, rarement ♀, parfois ♂. Leurs lemmas sont plus ou moins réduites, aristées ou pas, tandis que les paleas sont généralement absentes.

— Le caryopse est ellipsoïde ou linéaire, souvent trigone, occasionnellement comprimé dorsalement.

Il existe environ 40 espèces de *Chloris* Sw., disséminées dans les régions tropicales ou tempérées chaudes des deux hémisphères. Nous avons examiné 11 espèces appartenant au genre *Chloris*.

Actuellement, à notre connaissance, seules 13 espèces de *Chloris* ont été étudiées au point de vue histologique, mais les résultats les concernant sont très fragmentaires. Seule la structure anatomique du limbe est connue chez *C. submutica* H. B. K., *C. radiata* Sw. (DUVAL-JOUE, 1875) et *C. acicularis* Lindl. (BREAKWELL, 1915). Chez les autres espèces, on connaît cette structure, parfois celle du chaume et partiellement l'épiderme du limbe; il s'agit de : *C. cucullata* Bisch., *C. polystachya* Sw. et *C. verticillata* Nutt. (PRAT, 1934), *C. barbata* Sw. (PRAT, 1934; METCALFE, 1960), *C. gayana* Kunth (FISHER, 1939; JACQUES-FÉLIX, 1962; STEWART, 1965), *C. pycnothrix*



Pl. 2. — Anatomie du chaume : 1-2, *C. submutica*; 3-4, *C. gayana*; 5, *C. virgata*; 6, *C. pycnothrix*.

Trin. (FISHER, 1939; METCALFE, 1960; STEWART, 1965), *C. virgata* Sw. (METCALFE, 1960; STEWART, 1965), *C. filiformis* (Vahl) Poir. (METCALFE, 1960) et *C. roxburghiana* Schult. (STEWART, 1965).

L'étude de 6 espèces de cette liste a été reprise en totalité (examen de l'anatomie et de l'épiderme de l'appareil végétatif et floral), à savoir : *C. virgata* Sw. (provenant du Sudan), *C. barbata* Sw. (Brésil), *C. radiata* Sw. (Am. S.), *C. submutica* H. B. (Mexique), *C. pycnothrix* Trin. (Sudan) et *C. gayana* Kunth (Sudan).

Enfin rien n'était connu des 5 espèces suivantes : *C. truncata* R. Br. (provenant d'Australie), *C. ciliata* Sw. (Brésil), *C. penicillata* Pers. (Inde), *C. ventricosa* R. Br. (Australie) et *C. pilosa* Sw. (Sudan<sup>1</sup>).

## A. — ANATOMIE

### 1. CHAUME (Pl. 1 et 2).

Ces *Chloris* ont un chaume plein, de structure assez constante chez 9 espèces, mais de diamètre variable; il est très fin (0,5 à 1 mm environ) chez *C. ciliata*, *C. pycnothrix*, *C. ventricosa*, moyen (1,5 mm) chez *C. penicillata*, *C. pilosa*, *C. virgata*, *C. radiata* et *C. gayana*, et plus grand (~ 2 mm) chez *C. submutica* et *C. barbata*.

En section, il montre généralement de 2 ou 3 cercles de f.l.l., le cercle externe de faisceaux « corticaux », de dimension réduite, est inclus dans un anneau sclérifié et relié à l'épiderme par des piliers sclérifiés; ces faisceaux externes sont entourés par une double gaine, interne sclérifiée (Gi), externe à grosses cellules parenchymateuses (Ge), ainsi que par du chlorenchyme radial. Du parenchyme, parfois faiblement sclérifié, comble la zone centrale. Six espèces possèdent cette structure caractéristique du type chloridoïde, il s'agit de : *C. radiata*, *C. gayana*, *C. ventricosa*, *C. ciliata*, *C. virgata* et *C. barbata*.

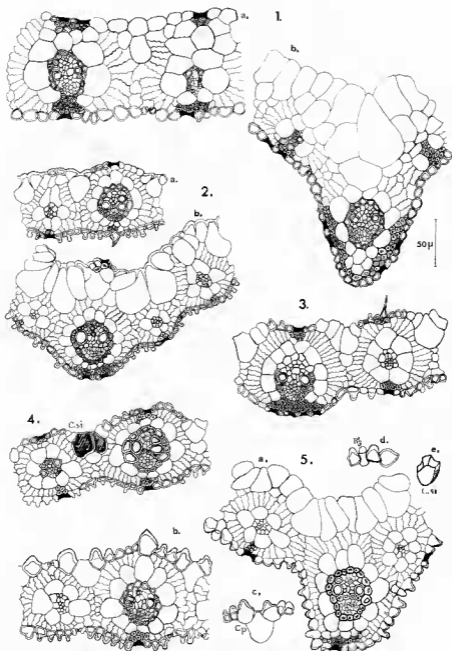
Quelques légères modifications apparaissent chez *C. submutica*, *C. penicillata* et *C. truncata*. Le chlorenchyme n'ayant plus une disposition radiale prend un aspect diffus comme c'est la règle chez les Panicoidées.

Chez *C. pilosa* et *C. pycnothrix*, en revanche, l'aspect du chaume est totalement différent. Sa composition est très simple : 3 cercles de faisceaux, entourés par une gaine sclérifiée, distribués dans du parenchyme fondamental.

### 2. LIMBE (Pl. 3 et 4).

En coupe transversale, il apparaît comme une grande lame rubanée, plane ou légèrement pliée (*C. ciliata*, *C. pilosa*, *C. barbata*), ou en forme de V plus ou moins largement ouvert (*C. submutica*, *C. radiata*, *C. penicillata*),

1. Les échantillons originaires du Sudan proviennent de la mission C.N.R.S. du P<sup>r</sup> QUÉZEL (Flore et végétation des plateaux du Darfur nord occidental et du Jebel Gourgeil, 1969) et ont été aimablement mis à notre disposition par P. BOURREIL.



Pl. 3. — Anatomie du limbe : 1, *C. truncata* : a, nervure secondaire, b, nervure médiane; 2, *C. pilosa* : a, nervure secondaire, b, nervure médiane; 3, *C. ciliata*; 4, *C. radiata*; 5, *C. barbata* : a, nervure médiane, b, nervure secondaire, c, cellules bulliformes à papille, d, poil bicellulaire B's, e, cellule bulliforme silicifiée.

ou enroulée (*C. virgata*, *C. ventricosa*). Notons ici que le limbe est nettement plus petit chez la dernière espèce (1,5 mm environ).

La plupart des feuilles de ces différentes Graminées présentent une carène plus ou moins saillante, constituée par un faisceau médian flanqué de 4 ou 5 faisceaux de moindre importance. Ces carènes sont comblées sur la face supérieure, soit par de grosses cellules parenchymateuses (*C. submutica*, *C. gayana*, *C. ventricosa*), soit uniquement par des cellules bulliformes (*C. pilosa*, *C. pycnothrix*, *C. radiata*, *C. barbata*, *C. truncata* et *C. penicillata*); ces différents tissus font totalement défaut chez *C. ciliata*.

Les deux parties latérales du limbe sont formées par la succession de faisceaux libéro-ligneux de 1<sup>er</sup> ordre alternant avec 2 (3, 4 ou 5) faisceaux de 2<sup>e</sup> ou 3<sup>e</sup> ordre. Les faisceaux de 1<sup>er</sup> ordre, sinon ceux de moindre différenciation, sont entourés par une gaine interne sclérifiée (Gi), une gaine externe parenchymateuse (Ge) composée de grandes cellules parenchymateuses claires, et une assise de chlorenchyme radial (chl. r.). Sur la face adaxiale, des cellules bulliformes, de grande taille, disposées en éventail, séparent les différents faisceaux entre eux.

Les 11 échantillons décrits ont cette structure anatomique typiquement chloridoïde, ils se différencient par des variations mineures telles que :

- présence de piliers sclérifiés plus ou moins développés qui peuvent interrompre la gaine parenchymateuse (*C. ventricosa*, *C. ciliata*, *C. pycnothrix* et *C. truncata*);

- degré de développement des cellules bulliformes qui occupent le 1/3 ou la 1/2 de l'épaisseur du limbe;

- forme et taille des différents faisceaux ainsi que des cellules de la gaine externe;

- épidermes diversement papilleux et vallonnés, en particulier celui de la face inférieure.

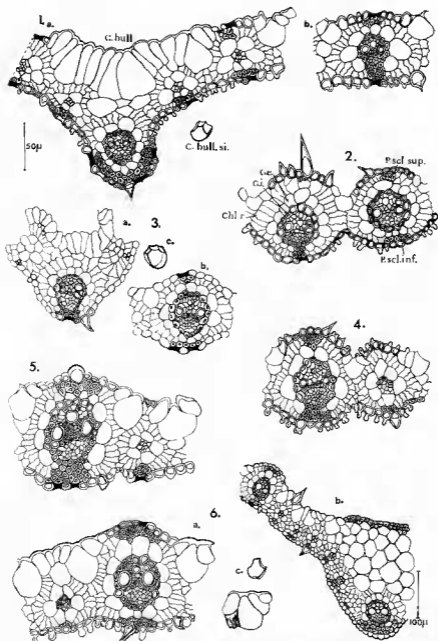
Nous avons fréquemment remarqué dans l'épiderme supérieur de divers échantillons la présence de cellules bulliformes silicifiées, qui apparaissent sous la forme d'un bloc très caractéristique, réfringent dans les préparations au baume du Canada. Ils existent, souvent en grande abondance, chez *C. penicillata* (fig. 1), *C. radiata*, *C. pycnothrix*, *C. barbata* et *C. gayana*.

### 3. GAINE.

La gaine, toujours large, affecte deux formes différentes en coupe transversale; :

- arrondie et enroulée chez *C. ciliata*, *C. penicillata*, *C. gayana*, *C. pilosa*, *C. ventricosa* et *C. barbata*;

- pliée en V suivant la nervure médiane (qui constitue alors une carène très proéminente renfermant 7 à 9 faisceaux) chez *C. pycnothrix*, *C. radiata*, *C. submutica* et *C. truncata*.



Pl. 4. — Anatomie du limbe : 1, *C. pycnothrix* : a, nervure médiane, b, nervure secondaire; 2, *C. virgata*; 3, *C. penicillata* : a, nervure médiane, b, nervure secondaire, c, cellules siliceuses; 4, *C. ventricosa*; 5, *C. submutica*; 6, *C. gayana* : a, nervure secondaire, b, nervure médiane, c, cellule bulliforme silicifiée.



FIG. 1.

*C. virgata* possède une forme intermédiaire entre ces deux types, elle ressemble à un V mais les deux parties latérales sont enroulées.

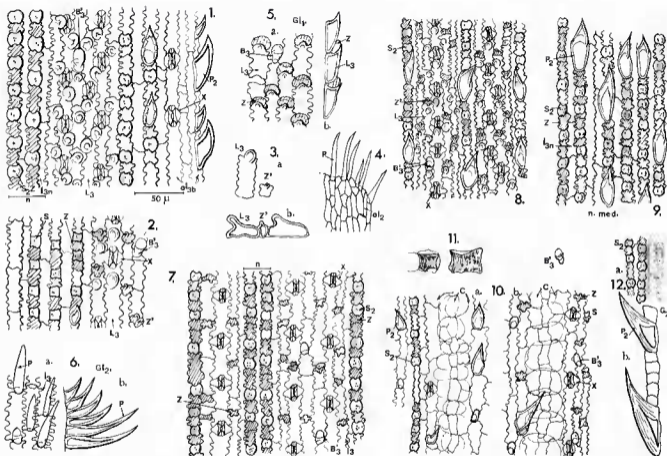
Ces 11 *Chloris* ont une structure anatomique identique : des faisceaux de 1<sup>er</sup>, 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> ordre sont répartis sur la face abaxiale suivant une séquence régulière, chaque faisceau étant entouré par une gaine interne sclérifiée, externe à grosses cellules parenchymateuses ainsi que par quelques cellules de chlorenchyme radial; ils reposent sur un pilier sclérifié relié à la gaine externe sauf chez *C. truncata* et *C. pilosa*, espèces où ce pilier indépendant est réduit à quelques fibres. Toute la partie adaxiale de ces gaines est composée par une couche de parenchyme d'épaisseur variable; ce tissu est creusé de lacunes chez deux espèces : entre les faisceaux chez *C. pycnothrix*, et au niveau de la nervure médiane chez *C. barbata*.

## B. — L'ÉPIDERME (Pl. 5 à 11)

### I. FEUILLE TERMINALE : FACE EXTERNE

#### 1. GAINE.

Chez les 11 taxons étudiés, l'épiderme de la gaine a une structure remarquablement homogène. Il constitue une zone *silico-subéreuse* plus différenciée sur les nervures qu'entre elles. Les différentes cellules présentes, de forme et de répartition semblables, ne subissent que des modifications de détail qui affectent leur aspect, mais surtout leur fréquence et leur position.



Pl. 5. — Épiderme de *C. cillata* : 1, limbe face externe; 2, limbe face interne; 3, détail des cellules longues  $L_3$  et subéreuses  $Z'$  : *a*, de face, *b*, de profil; 4, ligule; 5, lemma ( $Gl_1$ ) face dorsale; 6, palea ( $Gl_2$ ) face dorsale : *a*, zone latérale, *b*, carène. — Épiderme de *C. gayana* : 7, gaine face externe; 8, limbe face externe; 9, limbe face externe, nervure médiane; 10, limbe face interne : *a*, base, *b*, sommet; 11, détail des cellules bulliformes silicifiées et poil bicellulaire  $B_3$ ; 12, détail de la glume supérieure ( $G_2$ ) : *a*, zone latérale, *b*, nervure médiane.

— Sur les nervures, les files silico-subéreuses SZ alternent avec des cellules longues, engrenées et étroites  $l_{3n}$ . Les cellules siliceuses, de grande taille, ont toute l'aspect très caractéristique de hache bipenne  $S_2$  (donc de type chloridoïde) :  $S_2Zl_{3n}$ .

— Entre les nervures, l'épiderme, généralement silico-subéreux, subit des variations suivant sa position sur l'organe et l'espèce considérée. Ces variations concernent les cellules siliceuses et subéreuses, les poils bicellulaires et les stomates.

#### a - Cellules siliceuses

Ces cellules sont toujours présentes, bien que faiblement représentées. Elles ont une densité décroissante vers le sommet de la gaine; de ce fait la structure silico-subéreuse uniforme de l'épiderme se transforme en une structure plus ou moins carénale au sommet (il faut toutefois préciser que de nombreuses cellules subéreuses persistant cette structure carénale n'est pas typique chez les *Chloris*).

La forme et la taille de ces cellules varient plus que celles des cellules situées sur les nervures, par ailleurs leur fréquence diffère suivant les espèces étudiées; ces cellules sont :

— petites, mais typiques (ressemblant à un croissant aplati  $S'_3$ ) et relativement abondantes chez *C. submutica*;

— très petites, d'aspect moins défini  $S'_3$  et S chez *C. radiata*, *C. pycnothrix* et *C. ciliata* où elles sont plus rares, et chez *C. barbata*, *C. pilosa* et *C. gayana*, où elles sont très rares.

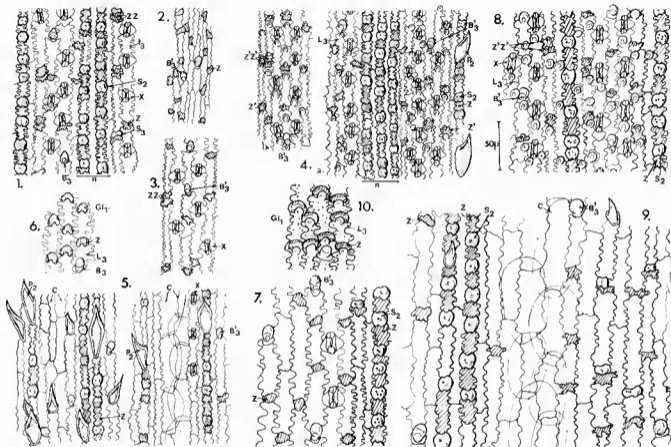
#### b - Cellules subéreuses

Chez les Graminées, les cellules siliceuses sont associées aux cellules subéreuses Z pour former des couples silico-subéreux SZ. C'est le cas de ces 11 *Chloris*; en outre, même en l'absence des cellules siliceuses, un très grand nombre de cellules subéreuses Z, courtes, à parois engrenées, persistent. Elles sont particulièrement denses ( $1Z/1l_3$ ) chez *C. pycnothrix*, *C. barbata*, *C. gayana*, *C. ventricosa*, *C. penicillata*, *C. truncata* et *C. pilosa*.

Chez cette dernière espèce ces cellules Z peuvent s'associer pour former des couples subéreux ZZ, phénomène rarement observé (en principe, les couples de cellules courtes sont composés par des éléments silico-subéreux ou moins fréquemment siliceux et exodermiques P ou  $P_2$  et non par des couples de même nature). De plus, chez cette espèce, certains couples subéreux ZZ, agissant comme une entité isolée, s'associent à une cellule siliceuse  $S'_3$  pour former un ensemble  $S'_3ZZ$ .

#### c - Poils bicellulaires

La présence de poils à cellule apicale arrondie (donc de type chloridoïde  $B_3$ ) est un autre élément caractéristique de ces *Chloris*. Ils sont disposés sur une file médiane, dans les colonnes entre nervures, dans la proportion de 1  $B_3$  pour 5 à 9 (plus rarement 2, 3 ou 4) cellules longues  $l_3$ . Toutefois, chez certaines espèces (*C. pilosa*, *C. radiata*, *C. pycnothrix* et



Pl. 6. — Épiderme de *C. pilosa* : 1, base de la gaine face externe; 2, bord de la gaine face externe; 3, sommet de la gaine face externe; 4, limbe face externe : a, base, b, sommet; 5, limbe face interne : a, base, b, sommet; 6, lemma ( $Gl_1$ ) face dorsale. — Épiderme de *C. penicillata* : 7, glume inférieure G; face dorsale; 8, limbe face externe; 9, limbe face interne; 10, lemma ( $Gl_1$ ) face dorsale.

*C. gayana*) leur fréquence augmente à la base de la gaine  $1 B_{3/1}$  ou  $2 I_3$ .

Leur cellule basale, généralement recourbée, est plus ou moins profondément enfoncée dans l'épiderme (pour cette raison nous les avons nommées  $B'_3$ ), donc parfois proche du type  $B_3$ . Chez *Chloris barbata* elle est très enfoncée; dans ce cas seule la cellule apicale fait saillie, rappelant les poils bicellulaires des Spartinées et de *Sporobolus pungens* Kunth (Pl. 7, 7 et 8).

#### d - Stomates

Les stomates, toujours présents et assez abondants entre les nervures, se localisent sur deux files latérales dans la proportion de  $1X/1I_3$ . Dans la majorité des cas ces stomates ont, grâce à leur cellule annexe, un aspect losangique. Par contre, ces cellules sont arrondies chez *C. submutica*, *C. ventricosa*, *C. ciliata* ou de forme mal définie chez *C. truncata*.

L'épiderme qui constitue les bords membraneux de ces gaines est composé par l'association d'éléments subéreux et de cellules longues engrenées donc de type  $ZI_{3b}$ .

Enfin, fait exceptionnel chez les Graminées pour être souligné, la plupart des espèces étudiées sont :

— soit glabres, si l'on exclut les éléments très particuliers et seulement visibles au microscope que sont les poils bicellulaires, comme chez *C. barbata*, *C. submutica*, *C. ciliata*, *C. truncata*, et *C. pilosa*;

— soit pourvues d'un très rare trichome, à savoir quelques aiguillons sur les bords, chez *C. pycnothrix*, *C. radiata*, au sommet chez *C. gayana*, ou disséminés à la surface de la gaine chez *C. virgata* et *C. penicillata*.

Seule de toutes ces espèces, *C. ventricosa* possède un abondant trichome composé de nombreux aiguillons  $P_2$  et de poils  $P$  très fournis dans la région auriculaire.

Nous pouvons résumer toutes ces caractéristiques histologiques de la gaine par une formule épidermique générale :

$$- \frac{S_2 Z I_{3n}}{n} - S Z I_3 - I_3 X - \frac{S}{S'_3} Z I_3 B'_3 - I_3 X - (S) Z I_3 - \frac{S_2 Z I_{3n}}{n} - \dots - ol_{3b}.$$

ou plus simplement :

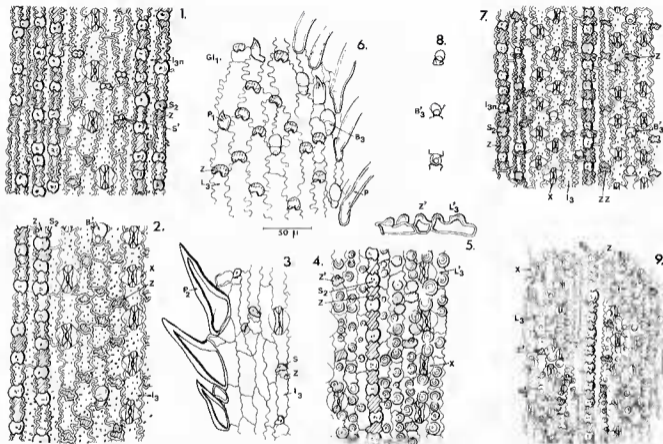
$$- S_2 Z I_{3n} - \frac{S}{S'_3} \left[ Z I_3 X B'_3 - S_2 Z I_{3n} - (S) Z I_3 X B'_3 - \dots - ol_{3b} \right]$$

qui possède en plus, soit des poils,

$$(Chl. ventricosa: - \frac{S_2 Z I_{3n} P_2}{n.med.} - (S) Z I_3 X B_3 - S_2 Z I_{3n} - \dots - ol_{3b}.)$$

soit des cellules subéreuses,

$$(Chl. pilosa: - \frac{S_2 Z I_{3n}}{n.med.} - \frac{S Z}{ZZ} I_3 X B'_3 - S_2 Z I_{3n} - \dots - ol_{3b}).$$



Pl. 7. — Épiderme de *C. truncata* : 1, base de la gaine face externe; 2, milieu de la gaine face externe; 3, bord du limbe face interne; 4, limbe face externe; 5, cellules longues  $L_3$ ; 6, lemna ( $GL_1$ ) bord de la face dorsale. — Épiderme de *C. barbata* : 7, gaine face externe; 8, poils bicellulaires; 9, limbe face externe.

## 2. LIMBE.

Dans la région médiane, entre les nervures, le passage de la gaine au limbe se fait insensiblement par apparition d'un épiderme de transition plus irrégulier ( $Zl_{31}$ ). Il recouvre également la zone auriculaire en incluant quelques éléments exodermiques (poils soyeux, aiguillons); ceux-ci sont très denses chez *C. ventricosa*, *C. virgata* et *C. pilosa*.

Sur la face externe du limbe, on passe, par disparition totale des cellules siliceuses entre les nervures, à un épiderme à structure carénale formé par l'alternance régulière :

*a* — de colonnes différenciées silico-subéreuses sur les nervures (formules :  $S_2Zl_{3n}P_2$ ) avec des cellules siliceuses abondantes en hache bipenne  $S_2$ , 1 file sur les nervures secondaires, 4 à 8 files sur la nervure médiane; quelques aiguillons  $P_2$  suivant les espèces;

*b* — de colonnes moins différenciées entre les nervures (formule :  $Z'L_3XB'_3$ ) avec :

— des poils bicellulaires  $B'_3$  situés sur une file médiane, semblables à ceux de la gaine, mais dont le nombre se raréfie (1  $B'_3/5$  à 8 ou 10/3). Ces poils, toujours très enfoncés dans l'épiderme, ressemblent à des papilles, surtout chez *C. truncata*, et sont donc très difficilement observables;

— de nombreux stomates  $X$ , identiques à ceux de la gaine, disposés sur 2 ou 3 files;

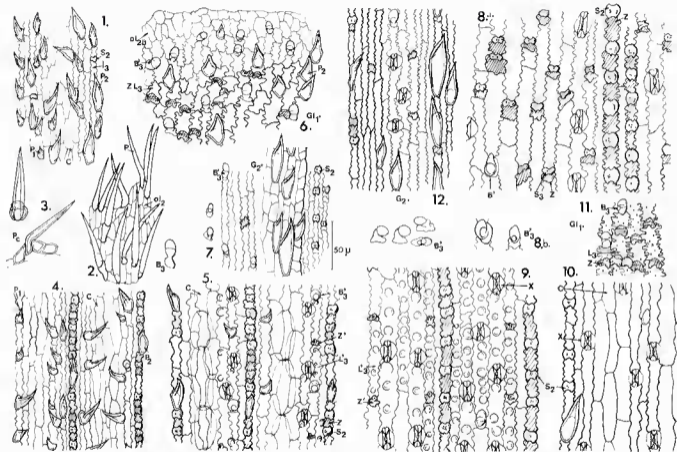
— des cellules subéreuses  $Z$ , très abondantes (mais moins que sur la gaine), toujours surmontées par 1 papille apicale ( $Z'$ ), réfringente dans les préparations au baume, ou même 2 chez *C. radiata*, *C. ventricosa* et *C. virgata*;

— des cellules longues, engrenées,  $I_3$ , toutes munies de papilles de taille, de forme et de nombre variables suivant les espèces. L'apparition de ces papilles commence parfois au sommet de la gaine (*C. truncata*, *C. barbata* et *C. pycnothrix*) et leur densité augmente en allant vers l'apex (en particulier chez *C. ventricosa*). Ces cellules ont, soit : une grosse papille plus ou moins bulleuse ( $L_3$ ) chez *C. ciliata*, *C. penicillata*, *C. pilosa* et *C. gayana*; deux grosses papilles bulleuses développées ( $L''_3$ ) : *C. truncata*; ou plusieurs papilles bulleuses développées ( $L''_3$ ) : *C. barbata* (2-3-4 dont une plus développée), *C. pycnothrix* et *C. submutica* (3-5-6); ou encore plusieurs petites papilles ou verrues ( $L'_3$ ) : *C. virgata*, *C. ventricosa* et *C. radiata*.

La structure carénale du limbe des *Chloris* étudiées peut se résumer par la formule générale suivante :

$$\begin{array}{l} - S_2Zl_{3n}P_2 - Z'L_3X - Z'L_3B'_3 - Z'L_3X - \frac{S_2Zl_{3n}P_2}{1 \text{ file}} - \dots \\ \begin{array}{l} 4 \text{ à } 8 \text{ files} \\ n. med. \end{array} \qquad \qquad \qquad \begin{array}{l} \\ n. lat. \end{array} \end{array}$$

La plupart de ces espèces ont, comme sur la gaine, un épiderme glabre.



Pl. 8. — Épiderme de *C. barbata* : 1, limbe face interne, zone auriculaire; 2, ligule; 3, poils P de la zone auriculaire; 4, base du limbe face interne; 5, sommet du limbe face interne; 6, lemma ( $Gl_1$ ) face dorsale, 7, glume supérieure  $G_2$ , face dorsale. — Épiderme de *C. submutica* : 8, gaine face externe; 9, limbe face externe; 10, limbe face interne; 11, lemma ( $Gl_1$ ) face dorsale; 12, glume supérieure ( $G_2$ ) et poils bicellulaires.

On voit toutefois apparaître quelques aiguillons  $P_2$  sur la nervure médiane et les bords de la majorité des espèces (*C. radiata*, *C. pycnothrix*, *C. pilosa*, *C. gayana*, *C. ciliata* et *C. virgata*); seule *C. ventricosa* est très pubescente.

## — FACE INTERNE

### 1. GAINE.

Son épiderme est homogène, peu différencié, avec des stomates X. Elle est surmontée par une très courte ligule, de 0,1-0,5 mm, formée par une petite membrane ou un bourrelet indifférencié, hérissé ou recouvert de poils unicellulaires P, auxquels s'ajoutent quelques poils multicellulaires M chez *C. truncata*.

### 2. LIMBE.

Bien que de structure carénale, son épiderme paraît plus simple que celui de la face externe. Il comprend :

*a* — des colonnes différenciées silico-subéreuses sur les nervures, constituées par 1 file cellulaire sur les nervures secondaires, plusieurs files sur la nervure médiane, avec des cellules siliceuses très caractéristiques  $S_2$ , surtout sur la nervure médiane;

*b* — des colonnes peu différenciées entre les nervures, composées par des files latérales de cellules longues, peu engrenées,  $l_3$ , auxquelles s'adjoignent des files de stomates X (plus ou moins abondants et de rares poils bicellulaires peu enfoncés dans l'épiderme  $B'_3$  (donc assez proches du type  $B_3$ ) et des files de cellules bulliformes C au centre.

Ceci peut se résumer par une formule de base très simple :

$$\begin{array}{c} \text{--- } S_2 Z l_{3n} \text{ --- } l_3 X B_3 \text{ --- } C \text{ --- } l_3 X (B_3) \text{ --- } S_2 Z \text{ --- } l_3 X \text{ --- } C \text{ --- } \dots \\ \text{n.med.} \qquad \qquad \qquad \text{n.lat.} \end{array}$$

Selon les espèces, cette structure subit différentes modifications d'importance variable :

— Présence d'aiguillons  $P_2$  (excepté chez *C. radiata*) :

— sur les nervures seulement : *C. submutica* :

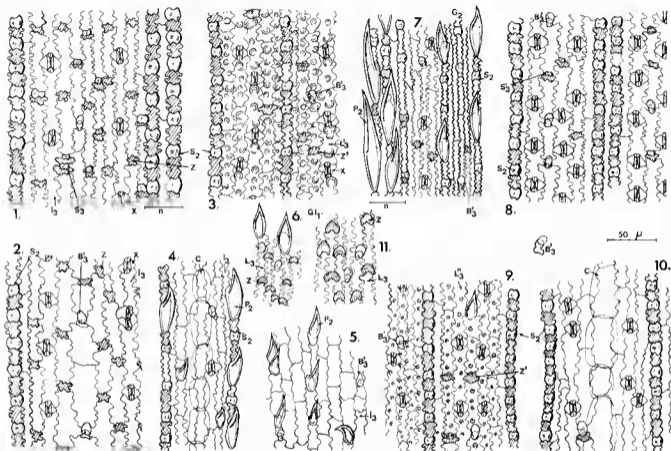
$$S_2 Z l_3 P_2 \text{ --- } l_3 X B'_3 \text{ --- } C \text{ --- } l_3 X B'_3 \text{ --- } S_2 Z \text{ --- } \dots$$

— sur et entre les nervures : *C. pilosa* et *C. pycnothrix* (espèce très pubescente) :  $S_2 Z l_{3n} P_2 \text{ --- } l_3 X B_3 P_2 \text{ --- } C \text{ --- } l_3 X B_3 P_2 \text{ --- } S_2 Z l_{3n} \text{ --- } \dots$

— Apparition de cellules subéreuses Z entre les nervures :

— peu abondantes : *C. radiata* :

$$S_2 Z \text{ --- } l_3 X B'_3 (Z) \text{ --- } C \text{ --- } l_3 X B'_3 \text{ --- } S_2 Z \text{ --- } \dots$$



Pl. 9. — Épiderme de *C. pycnothrix* : 1, base de la gaine face externe; 2, milieu de la gaine face externe; 3, limbe face externe; 4, limbe face interne; 5, ligule; 6, glume supérieure ( $G_2$ ) face dorsale; 7, lemma ( $Gl_1$ ) face dorsale.

- très abondantes : *C. penicillata* :  

$$S_2Zl_{3n}P_2 - Zl_3B'_3X - C - Zl_3XB'_3 - S_2Zl_{3n}P_2 - \dots$$
- Apparition de papilles sur les cellules longues, entre les nervures :
  - 1 papille,  $L_3$  : *C. ciliata* :  

$$\frac{S_2Zl_{3n}P_2 - L_3XB'_3 - C - L_3XB'_3 - S_2Zl_{3n} - \dots}{n. med.}$$
  - 2 papilles,  $L_3^n$  + de rares cellules subéreuses  $Z$ , + de rares cellules subéreuses à papille  $Z'$ , +  $P_2$  sur et entre les nervures : *C. barbata* :  

$$\frac{S_2Zl_{3n}P_2 - L'_3XB_3Z'P_2 - C - L'_3XB_3Z'P_2 - S_2Z - \dots}{n. med.}$$
  - $n$  verrues  $L'_3$  + cellules subéreuses à papille  $Z'$  : *C. virgata* :  

$$\frac{S_2Zl_{3n}P_2 - L'_3Z'B'_3X - C - L'_3Z'B'_3X - S_3 \left| \begin{array}{l} Zl_{3n}P_2 - \dots \\ S_3 \end{array} \right.}{n. med.}$$
- Multiplication des files cellulaires silico-subéreuses sur la nervure médiane,
  - moins de 10 files, mais  $S_2$  rares sur les nervures, +  $P_2$  sur les nervures et  $L_3$  vers le sommet, *C. ventricosa* :  

$$\frac{S_2Zl_{3n}P_2 - l_3XB_3 - C - L'_3XB_3 - S_2Zl_{3n} - \dots}{n. med.}$$
  - C. truncata* :  $\frac{S_2Zl_{3n}P_2 - l_3XB_3 - C - L_3XB_3 - S_2Zl_{3n} - \dots}{n. med.}$
  - 40 files très silico-subéreuses, *C. gayana* :  

$$\frac{S_2Zl_{3n}P_2 - l_3XP_2 - B'_3l_3Z - C - l_3XP_2 - B'_3l_3Z - S_2Zl_{3n} - \dots}{n. med.}$$

$Z$  très rares

## II. L'APPAREIL REPRODUCTEUR (Pl. 12-13)

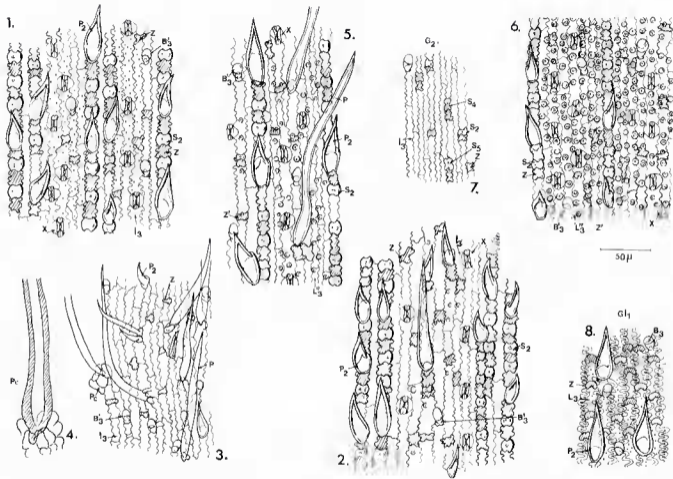
### 1. GLUMES.

De taille réduite, toujours inférieure à celle des glumelles, les glumes ont une forme lancéolée, variable suivant les espèces.

Sur la face dorsale, l'épiderme constitue une plage silico-subéreuse plus ou moins étendue où les cellules siliceuses sont abondantes et les poils bicellulaires  $B_3$  toujours présents. La nervure médiane, pourvue d'aiguillons  $P_2$ , est longée par une file de stomates ; lorsque cette carène est très saillante, elle est bordée par une colonne de cellules moins différenciées, incluant des stomates :  $ol_3X$ .

Cette organisation se retrouve :

— Sur la totalité des 2 glumes chez *C. ciliata*, *C. penicillata*, *C. truncata*, *C. pilosa* et *C. gayana*, toujours uniformément silico-subéreuses mais avec de rares cellules siliceuses peu typiques :  $S$ ,  $S_2$ ,  $S_4$  chez *C. radiata* ;



Pl. 10. — Épiderme de *C. ventricosa* ; 1, gaine face externe; 2, sommets de la gaine face externe; 3, oreillette; 4, poils à coussinets  $P_c$ ; 5, base de la gaine face interne; 6, limbe face interne; 7, glume supérieure ( $G_2$ ) face dorsale; 8, lemma ( $Gl_1$ ) face dorsale.

— Uniquement sur toute la glume supérieure chez *C. pycnothrix*, *C. submutica* et *C. barbata*;

— Très localisée sur une petite plage à la base des 2 glumes chez *C. barbata* et *C. ventricosa*, ou sur la nervure médiane des 2 glumes chez *C. virgata* et de la glume inférieure chez *C. submutica* (l'épiderme de l'ensemble de la glume est alors peu différencié  $ol_3$ ).

Par contre, la glume inférieure de *C. pycnothrix* ne porte aucune cellule siliceuse, mais seulement un épiderme peu différencié  $ol_3$  incluant quelques cellules subéreuses Z.

Toutes ces bractées possèdent un trichome plus ou moins abondant, essentiellement représenté par des poils bicellulaires  $B_3$  et des aiguillons  $P_2$  sur les nervures. Il faut remarquer que la nervure médiane des glumes de *C. gayana* et de *C. ventricosa* est recouverte par d'énormes cellules parenchymateuses indifférenciées au milieu desquelles sont insérées de gros aiguillons (Pl. 5, 12; Pl. 10, 7).

## 2. GLUMELLES (LEMMA + PALEA) DES FLEURS INFÉRIEURES FERTILES ( $F_1$ ).

### a - Lemma (= $Gl_1$ )

Contrairement à ce que nous venons d'observer sur les glumes, l'épiderme de cette grande bractée scarieuse est remarquablement constant. Il ne présente jamais d'éléments siliceux, mais il est caractérisé par la présence de cellules à parois très engrenées  $L_3$  enserrant des cellules subéreuses bulleuses Z qui, en plan, prennent, du fait de la forme des cellules longues, un aspect réniforme. Cet épiderme typique, d'aspect très dense, que nous avons nommé  $ZL_3$ , recouvre la totalité de la face externe de la lemma des *Chloris* étudiés (Pl. 5, 5).

Ces pièces montrent peu d'éléments exodermiques, à l'exception de poils bicellulaires  $B_3$  qui s'intercalent surtout dans la moitié supérieure. Quant aux aiguillons  $P_2$ , lorsqu'ils sont présents, ils sont situés vers l'apex et l'arête subterminale où ils sont associés aux poils bicellulaires. Les *Chloris* sont caractérisés par de longs poils soyeux peu abondants et toujours localisés :

— sur toute la marge chez *C. gayana*;

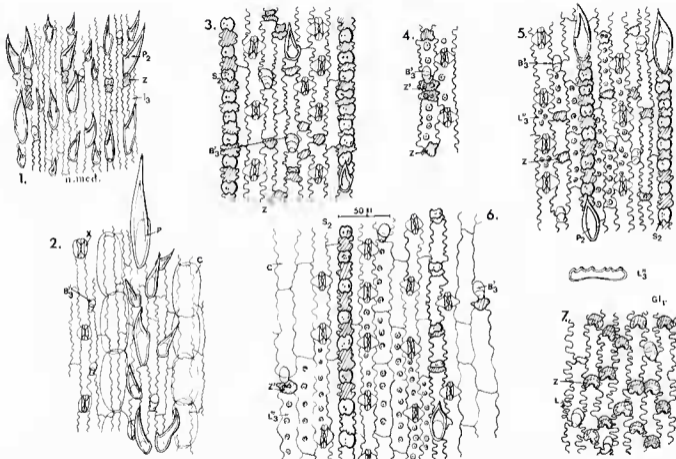
— sur le sommet de la marge et en touffe basale chez *C. pycnothrix*, *C. pilosa*, *C. barbata* et *C. ciliata*;

— sur la moitié supérieure de la marge chez *C. penicillata*, *C. virgata*, *C. radiata*, *C. ventricosa* et *C. submutica*;

— sur la moitié inférieure chez *C. truncata*.

### b - Palea ( $Gl_2$ )

Cette palea porte dorsalement 2 carènes latérales ailées hérissées de poils souples. Plus membraneuse que la lemma, elle a comme cette dernière un épiderme différencié  $ZL_3$  sur toute sa face dorsale. Il contient généralement des poils bicellulaires  $B_3$ , quelques aiguillons  $P_2$  surtout



Pl. 11. — Épiderme de *C. ventricosa* : 1, nervure médiane du limbe face interne; 2, limbe face interne. — Épiderme de *C. virgata* : 3, gaine face externe; 4, cellules subéreuses du limbe face externe; 5, limbe face externe; 6, limbe face interne; 7, lemma ( $Gl_1$ ) face dorsale.

vers l'apex, et chez *C. barbata*, *C. gayana* et *C. ciliata* quelques courts poils P dans la région médiane.

Les bords membraneux et glabres sont peu différenciés au point de vue épidermique :  $ol_2$  et  $ol_3$ . Il en est de même en ce qui concerne la palea de *C. ventricosa* et la majeure partie de celle de *C. pilosa* mais, par contre, ces bractées portent des cellules exodermiques.

### 3. GLUMELLES DES FLEURS SUPÉRIEURES STÉRILES ( $F_2$ - $F_3$ - $F_4$ ...)

Les fleurs supérieures, plus rudimentaires, fréquemment stériles, sont représentées par leur lemma. Cette pièce de forme bien déterminée, légèrement différente de celle de la fleur inférieure et plus petite, possède un épiderme parfaitement différencié  $ZL_3$  (identique à celui décrit précédemment) avec d'abondantes cellules exodermiques  $P_2$  et  $B_3$ , mais sans touffe de poils soyeux P.

Parmi les *Chloris* examinés, seul *C. virgata* ne possède qu'une seule fleur stérile très rudimentaire représentée par une lemma dont l'épiderme est indifférencié  $ol_2$ .

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

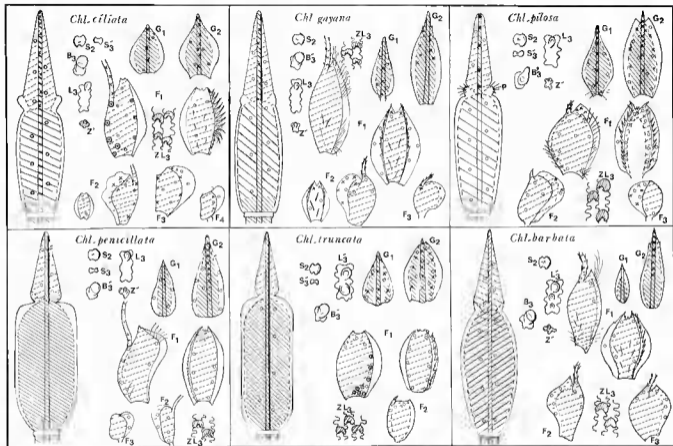
De cette étude comparative, nous pouvons dégager des caractères généraux, anatomiques et histologiques permettant de définir d'une manière plus précise le genre *Chloris*.

### 1. CARACTÈRES ANATOMIQUES.

#### a - Limbe (Pl. 3 et 4)

Les parties latérales du limbe des 11 *Chloris* montrent une succession de faisceaux de 1<sup>er</sup> ordre alternant avec un nombre variable (de 3 à 5 environ) de faisceaux de 2<sup>e</sup> ou 3<sup>e</sup> ordre. Ces faisceaux, particulièrement ceux de 1<sup>er</sup> ordre, portés par des piliers sclérifiés, ont une structure semblable. Ils sont entourés par une double gaine, interne sclérifiée  $Gi$  et externe à très grosses cellules parenchymateuses  $G_e$  (cellules de KRANTZ : BROWN, 1974) et de chlorenchyme radial, chl. r.; ils sont séparés par de grosses cellules bulliformes en éventail de type *Sporobolus* en continuité avec des cellules claires sous-jacentes (METCALFE, 1960). Ils sont donc typiquement chlori-doïdes ou eragrostoides (BROWN, 1958), cette structure eragrostoides étant considérée par JACQUES-FÉLIX (1958), comme une variante xérophile du type panicoides.

Les variations que nous avons observées concernent des modifications histologiques mineures (forme et dimensions des différents constituants cellulaires) ou proviennent de la forme générale de ce limbe : feuilles planes, pliées ou enroulées, et surtout de la présence d'une carène médiane.



Pl. 12. — Dermogramme : *C. ciliata*, *C. gayana*, *C. pilosa*, *C. penicillata*, *C. truncata*, *C. barbata*.

b - *Gaine*

Dans toutes les espèces, sa structure est assez voisine de celle du limbe, donc typiquement chloridoïde, mais plus simple; il n'existe suivant les espèces que des variations de détail (par exemple présence de lacune ou de carène médiane).

c - *Chaume*

Ces 11 *Chloris* possèdent tous un chaume plein avec du parenchyme central plus ou moins sclérifié, caractère qui correspond à ce qui a été observé pour l'ensemble de la tribu; AUQUIER & SOMMERS (1967) ont calculé que chez les Chloridées 89 % des espèces ont un chaume plein. Ceci est propre aux Graminées qui occupent les régions chaudes du globe (ELBINGER & CARLEN, 1975).

Sur les 11 espèces :

— 6 présentent une structure anatomique avec faisceaux « corticaux » entourés d'une double gaine (*Gi* et *Ge*) et du chlorenchyme radial, donc correspondent au type chloridoïde (tel qu'il a été défini par BROWN, 1958; DE WET, 1960 et AUQUIER & SOMMERS, 1967); il s'agit de *C. radiata*, *gayana*, *ventricosa*, *ciliata*, *virgata* et *barbata* ;

— 3 autres espèces : *C. submutica*, *penicillata* et *truncata* ont un aspect voisin mais avec un chlorenchyme plus diffus comme on l'observe chez les Panicoïdées;

— 2 autres espèces : *C. pilosa* et *pycnothrix* montrent une structure totalement différente, plus simple, proche de celle des Festucoïdées.

La structure anatomique du chaume apparaît donc moins homogène et moins caractéristique du taxon que celle du limbe.

## 2. CARACTÈRES ÉPIDERMiques (Pl. 12 et 13).

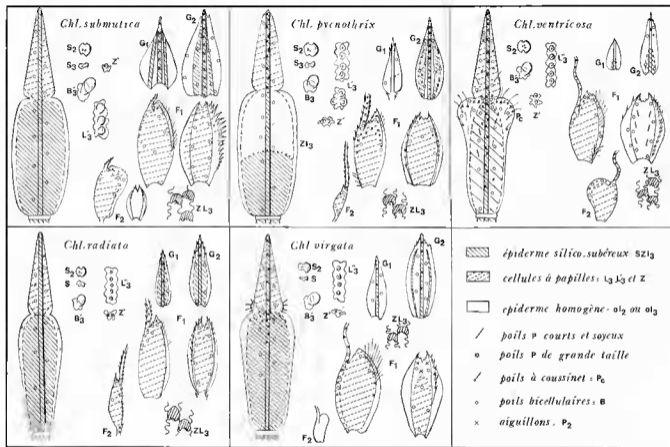
La comparaison de l'épiderme de ces différents *Chloris* met en évidence la présence constante de cellules caractéristiques de forme spécifique telles que : cellules siliceuses, subéreuses, poils bicellulaires et cellules longues à papille.

a - *Cellules siliceuses*

Le modèle de différenciation siliceuse est relativement stable chez les Graminées non festucoïdes, c'est-à-dire chloridoïdes et panicoïdes (BLACKMAN, 1971). Cet auteur a montré en outre que la proportion de silice dans une plante varie avec l'âge de cette plante; c'est pourquoi nous n'avons examiné que des *Chloris* arrivés à leur maximum de différenciation siliceuse.

En tenant compte de ces deux faits, nous avons observé dans toutes les espèces :

— d'une part, la présence d'abondantes cellules siliceuses de forme typique en hache bipenne  $S_2$  sur les nervures, et  $S_3$  et  $S'_3$  (en croissant) entre les nervures;



Pl. 13. — Dermogramme : *C. submutica*, *C. pycnothrix*, *C. ventricosa*, *C. radiata*, *C. virgata*.

— d'autre part, que la densité de ces cellules  $S_2$  et  $S'_2$  diminue entre les nervures (et de ce fait les couples silico-subéreux SZ sont remplacés soit par des couples subéreux ZZ, soit par des cellules subéreuses isolées).

b - *Cellules subéreuses*

— Leur forte densité est très caractéristique chez ces *Chloris*, elles sont soit couplées aux cellules siliceuses SZ (comme chez les autres Graminées), soit isolées Z en très grand nombre, ou couplées entre elles.

— La présence de cellules subéreuses à papille Z' sur le limbe est constante chez les *Chloris*: à notre connaissance ces cellules n'ont pas été signalées chez d'autres Graminées. Nous les avons toutefois observées chez des espèces très proches des *Chloris* comme *Cynodon dactylon* (L.) Pers.

c - *Poils bicellulaires*

Ces poils, toujours abondants, avec une cellule apicale seule exodermique  $B'_2$ , sont très difficiles à observer, particulièrement sur le limbe, car ils sont souvent confondus avec des papilles; ceci explique que dans la littérature, fréquemment, on ne mentionne pas leur présence. Leur forme permet de supposer une adaptation de ces plantes au xérophytisme ou à l'halophytisme et leur présence correspond à des conditions intertropicales humides (JACQUES-FÉLIX, 1958).

Il faut remarquer que les poils bicellulaires de ces *Chloris* sont plus abondants à la base de la gaine ( $1B'_2/1$  ou 2 cellules longues) que vers le sommet de la gaine ou sur le limbe; ceci peut être également interprété comme un phénomène adaptatif.

Enfin chez certaines espèces (*C. gayana*, par exemple), ces poils sont assimilés à des glandes à sel (LEPSCITZ & WASEL, 1974).

d - *Cellules longues à papilles  $L_2$*

— Chez toutes les *Chloris* elles sont toujours présentes au moins à la face externe du limbe; leur densité augmente en allant vers l'apex.

— Suivant les espèces, ces cellules peuvent s'étendre sur la gaine ou la face interne du limbe; de plus, la forme (grosses ou petites bulles, verrues) et le nombre de ces papilles varient.

3. RÉPARTITION DE L'ÉPIDERME (Pl. 12 et 13).

a - *Sur la feuille*, ces *Chloris* portent un épiderme silico-subéreux uniforme à la base de la gaine,  $S_2Zl_{3n} - S_2ZL'_3XB'_3$ , qui devient progressivement carénal,  $S_2Zl_{3n} - Zl_3XB'_3$ , vers le sommet, puis est strictement carénal à la surface du limbe. La zone de transition occupe une position variable suivant les espèces; elle se situe généralement vers le  $1/3$  supérieur de la gaine.

b - *Sur les glumes*

Toute leur face dorsale est recouverte par un épiderme silico-subéreux, avec des corps siliceux reflétant ceux du limbe,  $S_2$ , un abondant trichome,  $B_2$

et  $P_2$ , sur les nervures. Il faut toutefois remarquer que *C. virgata*, *pynothrix* et *ventricosa* font exception car leur épiderme est peu différencié, au moins sur une des glumes ou sur une partie de leur surface.

c — Sur la lemma

Si généralement sur les bractées florales des Graminées la silicification est souvent extensive (BLACKMAN, 1971), ce n'est pas le cas pour cette grande bractée scarieuse. Bien qu'elle possède une couche épaisse et continue d'éléments sclérifiés (TRAN, 1965), elle n'a aucune cellule siliceuse.

Toutes les lemmas examinées portent sur la face dorsale un épiderme très particulier que nous avons nommé  $ZL_3$ , constitué par l'alternance de cellules longues et de cellules subéreuses. Cet épiderme est à rapprocher de celui observé sur les lemmas des *Aristida* et surtout des *Stipagrostis* (BOURREIL, 1968). Mais, dans certaines sections de ces genres, ces cellules ont la forme de poils ailés tandis que les coupes longitudinales des lemmas de *Chloris* n'ont montré que des cellules subéreuses légèrement bulleuses, qui de face prennent un aspect réniforme.

Dans cet épiderme très dense il y a peu ou pas de stomates et de poils, excepté quelques longues soies strictement localisées suivant les espèces.

Toutes ces lemmas sont surmontées par des arêtes subterminales garnies d'aiguillons  $P_3$  et de poils bicellulaires.

Sur les lemmas des fleurs stériles la structure de l'épiderme est identique, mais on observe une diminution progressive du trichome en allant vers le sommet de l'épillet.

d — Sur la palea, l'épiderme est similaire à celui des lemmas dans la majorité des espèces. Parfois il est moins différencié, soit localement, soit sur toute la face dorsale, par exemple chez *C. ventricosa*.

e — Sur les figules, toujours réduites, formées au maximum par une petite membrane de 0,1-0,5 mm, l'épiderme est indifférencié  $ol_1$  ou  $ol_2$  surmonté de poils  $P$ .

Tous les caractères communs aux 11 *Chloris* que nous venons de mettre en évidence concordent avec ceux, plus ou moins fragmentaires, trouvés dans la littérature concernant d'autres espèces ou des espèces que nous venons d'étudier. C'est ainsi que H. PRAT (1934) et C. R. METCALFE (1960) signalent que la structure anatomique du limbe est chloridoïde et mentionnent la présence de cellules longues à papilles  $L_3$  ou à verrues  $L'_3$  (au moins sur la face externe du limbe) ainsi que des poils bicellulaires  $B_3$  et des cellules siliceuses  $S_2$  et  $S_3$  chez *C. verticillata* Nutt., *C. polystachya* Sw., *C. petraea* Sac., *C. glauca* (Chapm.) Vasey, *C. cucullata* Bisch. et *C. barbata* Sw.

H. JACQUES-FÉLIX (1962) fait les mêmes observations en ce qui concerne *C. gayana* Kunth; R. M. STEWART (1965) indique qu'il a observé des cellules siliceuses  $S_2$  et des cellules longues à papille chez *C. pynothrix* Trin. et que, dans cette espèce, les poils bicellulaires sont confondus avec

les papilles; chez *C. roxburghiana* Schut, il a distingué des cellules  $S_2$ ,  $S'_3$  et  $S_3$ , des poils P à coussinets et des cellules à papille  $L_3$ , mais pas de poils bicellulaires, tandis que chez *C. virgata* Sw. il mentionne la présence de poils semi-sphériques au milieu des papilles.

A côté de cet ensemble de caractères communs au genre *Chloris*, d'autres sont plus spécifiques, entre autres : l'abondance des couples subéreux ZZ (en particulier chez *C. pilosa*), la présence sur les cellules longues de verrues ou de papilles ainsi que leur nombre et leur répartition, la présence ou l'absence d'aiguillons  $P_2$  ou de poils P ou Pc et leur localisation, la forme des poils bicellulaires.

Par exemple, quand on compare l'étude histologique de *C. radiata* et de *C. pynophrix*, espèces qui ont un faciès très proche au point que certains auteurs en font des synonymes, et sont donc très difficiles à déterminer (PARODI, 1953), on constate que les principaux caractères distinctifs suivants peuvent être mis en évidence :

- chez *C. radiata*: de rares cellules à verrues  $L_3$  sur le limbe, de rares cellules subéreuses isolées sur la gaine, un épiderme totalement silico-subéreux sur la gaine, une absence presque totale d'aiguillons  $P_2$  (aussi bien sur le limbe que sur la gaine et les bractées  $G_1$ ,  $G_2$ , lemma et palea;
- chez *C. pynophrix*: de nombreuses cellules à grosses papilles  $L'_3$  sur le limbe, de très nombreuses cellules isolées Z sur la gaine, un épiderme silico-subéreux uniquement sur la base de la gaine, un trichome abondant sur toute la plante.

Ceci peut être confirmé par certaines différences anatomiques ou par la comparaison des répartitions épidermiques à la surface des glumes. Par contre, la comparaison histologique de ces deux espèces montre qu'il existe des liens étroits entre elles.

Enfin il est intéressant de mentionner que nous avons observé en assez grande abondance, chez de nombreux *Chloris*, des cellules bulliformes silicifiées. Ce phénomène qui a été étudié chez *Cynodon dactylon* (L.) Pers par PARRY D. W. & SMITHSON F. (1958) puis par SANGSTER A. G. & PARRY D. W. (1969), frappe de préférence les cellules bulliformes médianes dans le groupe de cellules bulliformes disposées en éventail. Nous en avons trouvé chez *C. penicillata*, *pynophrix*, *barbata* et *gayana*.

*En conclusion*, nous voyons que cette étude histologique comparative des *Chloris* nous a permis de mettre en évidence un certain nombre de caractères distinctifs de genre et d'espèces. Ce travail de base qui montre l'homogénéité de ce taxon va permettre ultérieurement la comparaison de différents autres genres inclus dans la tribu des *Chlorideae*, de dégager leurs affinités et enfin de mieux définir cette tribu.

BIBLIOGRAPHIE

- AUQUIER, P., 1963. — Critères anciens et modernes dans la systématique des Graminées, *Natura Mosana* 16 (1-2) : 95-140.
- AUQUIER, P. & SOMMERS, S., 1967. — Recherches histotaxiques sur le chaume des Poaceae, *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.* 100 : 95-140.
- BLACKMANN, E., 1971. — Opaline silica bodies in the range grasses of Southern Alberta, *Canad. J. Bot.* 49 : 769-781.
- BOURREIL, P., 1968. — Nouvelle conception de la phylogénie des Aristidées, *C. R. Acad. Sc. Paris* 266, ser. D : 2390-2392.
- BREAKWELL, E., 1915. — Anatomical structure of native xerophytic grasses, *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 40: 42-55.
- BROWN, W. V., 1958. — Leaf anatomy in grass systematics, *Bot. Gaz.*, 119 (3) : 170-178.
- BROWN, W. V., 1960. — A cytological difference between the Eupanicoidae and Chloridoideae (Gramineae), *The Southwestern Naturalist* 5 (1): 7-11.
- BROWN, W. V., 1974. — Another cytological difference among the Kranz Subfamilies of the Gramineae, *Bull. Torrey bot. Club*, 101 (3): 120-124.
- CLAYTON, W. D., 1967. — Studies in the Gramineae: XIII (Chloridoideae), *Kew Bull.* 21 (449): 99-110.
- CLAYTON, W. D., 1975. — Chorology of the genera of Gramineae, *Kew Bull.* 30 (1): 111-132.
- DUVAL-JOUE, M. J., 1875. — Histotaxie des feuilles de Graminées, *Ann. Sc. nat. Bot.* 8: 227-348.
- ELBINGER, J. E. & CARLEN, J. L., 1975. — Culm morphology and grass systematics, *Transactions, Ill. State Acad. Sc.* 68 (2): 87-101.
- FISHER, B. S., 1939. — A contribution to the leaf anatomy of Natal grasses, Series 1: Chloris Sw. and Eustachys Desv., *Ann. Natal Mus.* 9: 245-267.
- GOULD, F. W., 1968. — *Grass systematics*, Mc. Graw-Hill Book Company, New-York: 1-382.
- HANSEN, I. & POTZAL, E., 1954. — Beiträge zur Anatomie und systematik der Luptereae, *Bot. Jahrb.* 76: 251-270.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1958. — Notes sur les Graminées d'Afrique tropicale, structure foliaire. Ecologie et systématique, *J. Agric. trop. et Bot. appl.*, Fr. 12: 809-828.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1962. — Les Graminées d'Afrique tropicale, *Inst. Rech. Agro. trop.* Paris, 1: 1-345.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1972. — Glossologie de l'épillet, *Adansonia*, ser. 2, 12 (2) : 245-252.
- LERAS, Ch. & VIGNAL, Ch., 1969. — Contribution à l'étude de l'épiderme des Sporobolées, *Bull. Soc. bot. Fr.* 116 : 425-443.
- LEPITSCHITZ, N. & WASEL, Y., 1974. — Existence of salt glands in various genera of the Gramineae, *New Phytol.* 73: 507-513.
- MAIRE, R., 1973. — *Flore d'Algérie*, 1 : Graminées : 231.
- METCALFE, C. R., 1960. — *Anatomy of Monocotyledons*, 1: Gramineae, Oxford, 731 p.
- PARRY, D. W. & SMITHSON, F., 1958. — Detection of opaline silica in Grass leaves, *Natura, G. B.* 179 (4567): 975-976.
- PARODI, L. R., 1953. — Gramineas argentinas nuevas o criticas. II, *Rev. arg. de Agron.* 20 (1) : 11-30.
- PARODI, L. R., 1959. — La taxonomia de las Gramineae argentinas a la luz de las investigaciones mas recientes, *U.I.S.B.*, ser. B, n° 40 : 35-40.
- PILGER, R., 1954. — Das system der Gramineae, *Bot. Jahrb.* 76 : 281-384.
- PRAT, H. 1931., — L'épiderme des Graminées; étude anatomique et systématique *Ann. Sc. nat. Bot.* 14 : 117-324.
- PRAT, H., 1934. — Contribution à l'étude systématique et histologique des Chloridées, *Bull. Soc. bot. Fr.* 81 : 475-491.
- PRAT, H., 1960. — Vers une classification naturelle des Graminées, *Bull. Soc. bot. Fr.* 107, (1-2) : 32-79.

- PRAT, H. & VIGNAL, Ch., 1968. — Utilisation de l'épiderme pour l'identification et la recherche des affinités des Graminées, *Bol. Soc. arg. Bot.* 12 : 155-166.
- REEDER, J. R., 1957. — The embryo in Grass systematics, *Am. J. of Bot.* 44 (9): 756-768.
- SANGER, A. G. & PARRY, D. W., 1969. — Some factors in relation of bulliform cell silicification in the grass leaf, *Ann. Bot.*, Oxford 33 (130): 315-323.
- STEBBINS, G. L. & CRAMPTON, B., 1957. — A suggested revision of the grass general of temperate North America, *U.I.S.B.*, ser. B, n° 40: 43-55.
- STEWART, D. R. M., 1965. — The epidermal characters of grasses with special reference to East african plain species, *Bot. Jahrb.* 84 (1): 63-116 and 84 (2): 117-174.
- TATEOKA, T., 1957. — Miscellaneous papers on the phylogenetic system of Poaceae, *J. Jap. Bot.* 32 (9) : 275-287.
- TATEOKA, T., INOUE, S. & KAWANO, S., 1959. — Notes on some grasses. IX. Systematic significance of bicellular micro-hairs of leaf epidermis, *Bot. Gaz.* 121 (2) : 80-91.
- TRAN, T. T. H., 1965. — Les glumelles inférieures aristées de quelques Graminées : anatomie, morphologie, *Bull. Jard. Bot. de l'Etat*, Bruxelles 35 (3) : 219-284.
- VIGNAL, Ch., 1963. — Étude épidermique de quelques Chloridoïdées, D.E.S., Fac. Sc. Marseille : 1-104, 45 pl.
- WET DE, J. M. J., 1960. — Culm anatomy in relation to taxonomy, *Bothalia*, 7 311-316.
- WILSON, J. R., 1976. — Variation of leaf characteristics with level of insertion on a grass tiller, II, Anatomy, *Aust. Agric. Res.* 27: 355-364.